

Relations observées entre Lépidoptères diurnes adultes (Lepidoptera, Rhopalocera) et plantes nectarifères dans le Jura occidental ⁽¹⁾

Y. GONSETH

CSCF, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel, Suisse

Résumé

Cet article résume les relations observées de 1984 à 1990 dans le Jura neuchâtelois (Suisse) entre 81 espèces de Papillons diurnes (Lep. Rhopalocera) et 146 espèces de plantes nectarifères.

Zusammenfassung

Dieser Beitrag fasst die Beziehungen, die zwischen 81 Tagfalter-Arten (Lep. Rhopalocera) und 146 Nektar liefernden Pflanzen von 1984 bis 1990 im Neuenburger Jura (Schweiz) beobachten wurden, zusammen.

Summary

The relationships between 81 species of butterfly (Lep. Rhopalocera) and 146 species of nectar producing plants, observed from 1984 to 1990 in the Neuchâtel Jura (Switzerland), are summarised.

Introduction

Cet article est basé sur une étude effectuée entre 1984 et 1990 dans le Canton de Neuchâtel (Jura suisse). Elle concerne 3391 individus appartenant à 81 espèces de Lépidoptères diurnes et 146 espèces de plantes. Les observations ont été rassemblées dans 273 stations différentes. La représentativité des résultats obtenus varie beaucoup d'une espèce de papillon à l'autre : ainsi, les observations faites pour des espèces rares ou d'effectif réduit ne reflètent sans doute que très partiellement les relations effectives qui les lient aux plantes nectarifères.

⁽¹⁾ Cet article fait partie de la thèse de l'auteur (projet FNRS, 3.269-0.85).

Des preuves de l'influence non négligeable de la nutrition des papillons adultes sur la fécondité réelle de certaines espèces ont été rapportées pour le genre *Heliconius*, Nymphalidae, Heliconiinae, (GILBERT, 1984 ; CHEW & ROBBINS, 1984) et pour *Euphydryas editha* (Nymphalidae) notamment (CHEW & ROBBINS, 1984). La présence et le maintien de ces espèces nectarivores obligatoires dans un milieu donné peuvent donc être influencés par la présence de plantes nectarifères. Par contre, des études effectuées sur certains papillons de la zone tempérée (*Pararge aegeria* Nymphalidae Satyrinae et Pieridae) ont prouvé que pour ces espèces du moins, il n'existait aucune corrélation entre leur statut nutritionnel et leur fécondité réelle, cette dernière dépendant plutôt du temps effectif que les femelles peuvent passer à voler et à pondre (CHEW & ROBBINS, 1984 ; COURTNEY, 1986). La présence et le maintien de ces espèces nectarivores opportunistes dans un milieu donné ne sont donc pas tributaires de la présence de plantes nectarifères.

La raison qui nous a poussé à relever les relations observées entre les Papillons diurnes et les plantes nectarifères du Jura neuchâtelois est simple : si la faune de la région étudiée (GONSETH, 1991) recèle effectivement certaines espèces nectarivores opportunistes, il est possible qu'elle recèle aussi certaines espèces nectarivores obligatoires. Dans une optique de protection des espèces et des biotopes, il était donc sensé d'étudier le spectre de plantes nectarifères des papillons observés et de parfaire ainsi nos connaissances sur un paramètre susceptible d'influencer leur distribution régionale.

Méthode d'échantillonnage

Une synthèse des informations fournies par plusieurs auteurs (WATT, *et al.*, 1973 ; PIVNICK & MC NEIL, 1985) permettent de résumer de la manière suivante la chaîne comportementale qui mène de la localisation de la plante nectarifère à la nutrition sensu stricto : — localisation visuelle de la plante — approche et atterrissage — test des qualités du nectar par l'intermédiaire de la trompe — pompage du nectar.

Comme sur le terrain il est très difficile de distinguer les deux dernières phases de cette chaîne comportementale, trois critères ont été retenus pour assimiler la relation observée à un réel comportement nutritionnel : mouvements de la trompe, temps passé sur la plante concernée (plus de 10 secondes) et répétition de la relation. La plupart de nos observations ayant été réalisées entre 10 et 18 heures, il est possible d'affirmer que les comportements décrits ne correspondent pas, du moins pour la majorité d'entre eux, à une simple absorption d'eau (pompage de gouttes de rosée par ex.).

Afin d'avoir une idée de la répartition temporelle de nos observations, nous avons noté la date ainsi que les heures d'arrivée et de départ d'un milieu donné. Les 3195 contacts dont la période d'observation a été ainsi précisée ont été répartis par mois en 5 tranches de 2 heures chacune (voir tableau 1).

Tableau 1
Contacts par mois et par tranche horaire.

| MOIS/HEURE | 09-11 | 11-13 | 13-15 | 15-17 | 17-19 | TOTAL | IND. ACTIFS |
|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------------|
| Avril | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 61 |
| Mai | 7 | 22 | 23 | 19 | 7 | 78 | 1304 |
| Juin | 66 | 1 | 73 | 53 | 6 | 199 | 7228 |
| Juillet | 292 | 561 | 532 | 375 | 38 | 1798 | 22092 |
| Août | 151 | 469 | 272 | 85 | 6 | 983 | 10382 |
| Septembre | 0 | 30 | 63 | 43 | 0 | 136 | 1360 |
| TOTAL/HEURE | 516 | 1084 | 963 | 575 | 57 | 3195 | |

Comme cela était prévisible, il existe une corrélation significative ($r^2 = 0.937$ $p < 0.01$) entre le nombre de contacts papillons / plantes nectarifères observés et le nombre total de papillons inventoriés par mois.

Note préliminaire

Toutes les espèces de Lépidoptères diurnes ne sont pas tributaires de sources de nectar pour couvrir leurs besoins énergétiques et (ou) favoriser leur reproduction. Les espèces observées dans la région considérée pour lesquelles aucune relation trophique avec une plante nectarifère n'a été constatée peuvent être réparties en deux catégories :

Espèces non nectarivores ou espèces à régime mixte :

Ces espèces sont connues pour exploiter d'autres substances organiques tels le miellat des pucerons et les exsudations de plaies d'arbres (sève), de fruits pourris, de charognes ou d'excréments :

Apatura iris : ♂♂ excréments, charognes, urine ; ♀♀ miellat de pucerons, sève et parfois Dipsacacées ou Composées (WEIDEMANN 1982 ; 1988), isolément sur *Achillea millefolium*, *Eupatorium cannabinum*, *Cirsium oleraceum* (EBERT & RENNWALD, 1991) ; ***Fixsenia pruni*** : miellat de pucerons, mais aussi sur *Ligustrum vulgare* (THOMAS, 1974), *Sambucus* (WEIDEMANN, 1988), *Sedum album*, *Anthyllis vulneraria*, *Heracleum sphondylium* notamment (EBERT & RENNWALD, 1991) ; ***Chazara briseis*** : isolément sur *Cirsium acaule* (ibid.) ; ***Hipparchia fagi*** :

isolément sur *Daucus carota*, *Asperula cynanchica*, *Stachys officinalis*, *Centaurea jacea* (ibid.) ; *H. alcyone* : ...visitent rarement les fleurs... (LSPN, 1987) ; *Limenitis populi* : miellat, sève, exsudations d'excréments (LSPN, 1987) ; *Nymphalis antiopa* : sève, isolément sur *Salix caprea*, *Knautia arvensis* (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *N. polychloros* : fruits pourris, excréments ; fleurs de *Salix caprea*, *Prunus spinosa*, *Knautia arvensis* notamment (ibid.) ; *Quercusia quercus* surtout miellat (LSPN, 1987), *Frangula alnus* (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Thecla betulae* : miellat de pucerons, fruits pourris, parfois Umbelliferae (LSPN, 1987), isolément sur *Sedum telephium*, *Angelica sylvestris*, *Cirsium arvense*, *Centaurea jacea* notamment (EBERT & RENNWALD, 1991).

Espèces nectarivores :

Agrodiaetus damon : sur *Origanum vulgare*, *Carduus* sp. (LSPN, 1987) ; *Clossiana dia* : *Lotus corniculatus*, *Centaurea jacea* notamment (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Eumedonia eumedon* : sur *Lythrum salicaria*, *Geranium* sp. (LSPN 1987) ; *Glaucopsyche alexis* sur *Onobrychis viciifolia*, *Trifolium pratense*, *Lotus corniculatus* notamment (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Plebejus argus* : *Centaurea scabiosa*, *Lotus uliginosus*, *Vicia cracca* notamment (ibid.) ; *Militaea cinxia* : isolément sur *Thymus serpyllum*, *Knautia arvensis* (ibid.) ; *Maculinea rebeli* : *Lotus corniculatus* (ibid.) ; *Lampides boeticus* : légumineuses (CANO, 1984) ; *Pyrgus malvae* sur *Coronilla varia* (KRATOCHWIL, 1983) *Taraxacum officinale*, *Lotus corniculatus* (EBERT & RENNWALD, 1991) ; *Lopinga achine*, sur ?. La plupart de ces espèces n'ont été que rarement observées dans la région considérée.

Presentation et discussion des resultats

Le tableau 2 présente nos résultats globaux par familles de plantes et par familles (sous-familles) de papillons. Il démontre que 4 familles de plantes (Compositae [= Asteraceae], Dipsacaceae, Labiatae (= Lamiales) et Leguminosae [= Fabaceae]) sont intensément exploitées comme source de nectar (83% du total des observations). D'autres familles de plantes peuvent cependant avoir une importance non négligeable pour certaines espèces de papillons. Nous citerons par exemple le cas de *Pieris napi* : en forêt, ce papillon qui se déplace volontiers le long des chemins ensoleillés, ne trouve en général qu'un faible nombre de plantes exploitables. Dans de telles conditions il butine souvent *Geranium robertianum*, Geraniaceae relativement commune dans ce type de milieu.

Tableau 2
Resultats globaux par familles de plantes et de papillons.

| FAMILLES | HESPER | PAPILI | PIERID | NYMPHA | SATYRI | LYCAEN | SNB | NCTR |
|------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------|------|
| Compositae | 153 | 19 | 66 | 429 | 554 | 59 | 1280 | F |
| Dipsacaceae | 55 | 9 | 36 | 295 | 293 | 28 | 716 | R/F |
| Labiatae | 32 | 3 | 98 | 175 | 129 | 70 | 507 | R |
| Leguminosae | 50 | 8 | 87 | 58 | (18) | 104 | 325 | F |
| % nb. ind. | 91 | 88 | 76 | 85 | 84 | 70 | 83 | |
| Rosaceae | (4) | (1) | (7) | 37 | (12) | 41 | 102 | R/F |
| Valerianaceae | | (1) | (2) | (22) | 44 | (1) | 70 | F |
| Crassulaceae | | | (1) | (23) | (12) | 31 | 67 | F |
| Umbelliferae | | | | (22) | (14) | 9 | 45 | F |
| Geraniaceae | (4) | | 35 | (1) | (1) | (3) | 44 | F |
| Oleaceae | (1) | | (4) | (17) | (17) | | 39 | F |
| Ranunculaceae | | | (2) | (2) | (18) | 17 | 39 | P |
| Caryophyllaceae | 14 | (1) | (8) | (1) | (5) | (1) | 30 | F |
| Buddlejaceae | (1) | 2 | (8) | (10) | (3) | | 24 | F |
| Cruciferae | | | 10 | (5) | | (2) | 17 | R |
| Caprifoliaceae | | | | (10) | (5) | (1) | 16 | F |
| Polygonaceae | | | | (4) | (9) | (1) | 14 | R/F |
| Scrophulariaceae | | | | (1) | (7) | (4) | 12 | PRF |
| Lythraceae | | | (4) | (1) | | (2) | 7 | P |
| Campanulaceae | (3) | | | (1) | (1) | (1) | 6 | R |
| Boraginaceae | | | (3) | (1) | | | 4 | R |
| Liliaceae | | | | (3) | | (1) | 4 | F |
| Globulariaceae | | | (2) | | | (1) | 3 | F |
| Orchidaceae | (2) | | | (1) | | | 3 | P |
| Asclepiadaceae | | (1) | | (1) | | | 2 | F |
| Violaceae | | | (1) | (1) | | | 2 | F/P |
| Cornaceae | | | (1) | | | | 1 | F |
| Primulaceae | | | (1) | | | | 1 | F |
| Onagraceae | | | (1) | | | | 1 | F |
| Gentianaceae | (1) | | | | | | 1 | F/P |
| Miellat | | | | | (10) | | 10 | |
| TOTAL ind. | 317 | 40 | 372 | 1112 | 1150 | 370 | 3391 | |
| NSP papillons | 8 | 3 | 12 | 20 | 16 | 22 | 81 | |
| NSP fleurs | 55 | 21 | 74 | 91 | 70 | 66 | 146 | |
| «ind. fam. sec. | 5.0 | 9.1 | 11.9 | 10.5 | 11.5 | 4.8 | | |

SNB : nombre total de papillons adultes observés en train de se nourrir par famille de plantes.

% nb. ind. : proportion de papillons adultes observés sur les 4 premières familles de plantes.

TOTAL ind. : nombre total par famille de papillons adultes observés en train de se nourrir.

NSP. papillons : nombre total d'espèces de papillons concernées.

NSP. plantes : nombre total d'espèces de plantes exploitées par famille de papillons.

% ind. fam. sec. : proportion de papillons adultes observés sur des familles de plantes dites secondaires.

(x) : observations qualifiées d'anecdotiques ($X < 3\%$ de TOTAL ind.).

NCTR : position des nectaires (voir texte) : P sur pièces du périanthe (pétales, parfois sépales) ; F pièces florales (base de l'ovaire, du style, des étamines) ; R réceptacle.

Le tableau 3 propose une liste (non-exhaustive) des plantes exploitées par les papillons diurnes dans le Jura neuchâtelois. Le nombre total de contacts observés pour chaque espèce de papillon est fourni dans la première colonne de ce tableau. Les plantes exploitées, accompagnées du nombre de contacts les ayant impliquées, sont réparties dans les 5 colonnes suivantes : les 4 premières renferment les espèces des 4 principales familles mises en évidence dans le tableau 1 et la dernière regroupe les autres plantes régulièrement visitées par le papillon concerné. Les plantes nectarifères rarement exploitées par les papillons pour lesquels beaucoup d'informations étaient disponibles n'ont pas été retenues. Par contre, la totalité des plantes visitées par des papillons pour lesquels seules quelques observations ont été réalisées sont mentionnées.

Offre de nectar des plantes concernées

La majorité des plantes à périanthe développé et à couleurs éclatantes sont pollinisées par les insectes et sont ainsi porteuses d'organes nectarifères (la pollinisation par des insectes strictement pollinophage est relativement rare et concerne des espèces dépourvues de tels organes : *Clematis vitalba*, *Hypericum* ssp., *Helianthemum* ssp. par ex.). Toutes les pièces florales peuvent porter des nectaires : étamines (Caryophyllaceae, Geraniaceae), ovaires (Lilliaceae, Polygonaceae, Umbelliferae), pétales (Orchidaceae, Ranunculaceae, Violaceae) et surtout réceptacle (Cruciferae, Rosaceae) (DEYSSON, 1978 ; 1979 ; FAHN, 1974). L'accessibilité du nectar, sa composition, sa viscosité et ses modalités de sécrétion sont autant de paramètres limitant le spectre des insectes (surtout Hyménoptères, Diptères, Lépidoptères et Coléoptères) susceptibles de l'exploiter (DEYSSON, 1978, STEBBINS, 1974). D'autre part, les périodes minimale et maximale de sécrétion du nectar, qui varient selon les espèces, peuvent limiter le spectre potentiel de plantes nectarifères à leur disposition. En effet, certaines plantes ont une sécrétion maximale de nectar tôt le matin (*Sedum acre*), d'autres en fin de matinée (*Origanum vulgare*), en début d'après-midi (*Lythrum salicaria*) en début de soirée ou dans la nuit (*Tilia* sp.) (JAEGER, 1976). Des plantes dont la période de sécrétion maximale de nectar coïncide avec la période d'activité effective des papillons diurnes (*O. vulgare*) seront donc régulièrement exploitées durant la journée alors que d'autres seront délaissées dès que leur réserve de nectar sera épuisée (*S. acre*, *Tilia* sp.). Le spectre de plantes exploitées par une espèce de papillon peut donc varier en cours de journée.

Pour aborder le problème de l'offre potentielle de nectar des plantes observées, nous avons déterminé d'abord si les familles auxquelles elles appartiennent possèdent des organes nectarifères. Comme le démontre

Relations trophiques observées (les chiffres donnent le nombre de contacts constatés entre papillon et plante nectarifère)

| Papillons | Compositae | Dipsacaceae | Labiatae | Leguminosae | Autres espèces de plantes |
|-------------------|------------|---|--|---|--|
| C. palaemon | 10 | | | Onobrychis vicifolia Vicia sepium Lotus corniculatus Hippocrepis comosa Anthyllis vulneraria | Geranium sylvaticum (Gerania.) Phyteuma orbiculare (Campanula.) |
| E. tages | 9 | | | | |
| H. comma | 96 | Scabiosa columbaria Knautia dipsacifolia | Origanum vulgare | 4 | |
| O. venatus | 74 | Knautia dipsacifolia Scabiosa columbaria Knautia arvensis | Betonica officinalis Salvia pratensis Origanum vulgare | 11 4 3 | Dianthus carthusianorum (Caryophy.) Rubus sp. (Rosa.) Gymnadenia conopsea (Orechida.) |
| P. alveus | 1 | | | Vicia cracca Medicago sativa Trifolium pratense Lotus corniculatus Lotus corniculatus Anthyllis vulneraria | 6 3 2 1 6 2 |
| S. sertorius | 10 | | | | |
| T. lineolus | 21 | Scabiosa columbaria | Thymus serpyllum | 2 | Dianthus carthusianorum (Caryophy.) |
| T. sylvestris | 93 | Knautia arvensis | | | Dianthus carthusianorum (Caryophy.) |
| | | | | Trifolium pratense Lotus corniculatus Medicago sativa | 4 2 2 |
| I. podalirius | 3 | | Salvia pratensis | 1 | Vincetoxicum hirundinaria (Ascle.) Buddleja davidii (Buddleja.) |
| P. apollo | 25 | Scabiosa columbaria Knautia arvensis | | | |
| P. machaon | 17 | | | Trifolium pratense | 8 |
| A. cardamines | 13 | | Salvia pratensis Ajuga reptans | 3 1 | Silene dioica (Caryophy.) Arabis glabra (Crucifer.) Arabis hirsuta (Crucifer.) Dentaria heptaphylla (Crucifer.) Globularia punctata (Globularia.) Geranium robertianum (Gerania.) Geranium sylvaticum (Gerania.) |
| A. crataegi | 2 | | | Lathyrus vernus Onobrychis vicifolia Vicia sepium | 1 1 1 1 1 1 1 |
| C. alfalcariensis | 13 | Knautia dipsacifolia | Gal. l. angustifolius Origanum vulgare Acinos arvensis | 2 1 1 | Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) |

| | | | | | | | | | | |
|----------------|-----|---|---|--|--------------------|--|--|---------|---|-----------------------------|
| C. crocea | 6 | Leontodon hispidus Picris hieracioides | 1 1 | Succisa pratensis | 1 | Salvia pratensis 2 | Medicago sativa 2 Trifolium pratense 1 Medicago sativa 5 Trifolium pratense | 4 | Potentilla palustris (Rosa.) | 6 |
| C. hyale | 15 | | | | | | | | | |
| C. palaeno | 25 | Centaurea jacea | 2 | Knautia dipsacifolia Succisa pratensis | 12 2 | | | | | |
| G. rhamni | 74 | Cirsium arvense Carduus defloratus Cirsium oleraceum Cirsium rivulare | 5 4 3 2 | Knautia dipsacifolia | 3 | Clinopodium vulgare Organum vulgare Galopsis tetrahit Betonica officinalis Calamintha sylvatica | 13 5 4 2 2 | 2 2 | Lythrum salicaria (Lythra.) Saponaria ocyroides (Caryophy.) Silene dioica (Caryophy.) Buddleja davidii (Buddleja.) | 3 2 2 2 |
| L. sinapis | 4 | | | Scabiosa columbaria | 1 | Acinos arvensis Organum vulgare | 1 1 | | Geranium robertianum (Gerania.) | 1 |
| P. brassicae | 43 | Cirsium arvense Carduus defloratus | 5 2 | Knautia arvensis Knautia dipsacifolia | 4 2 | Salvia pratensis Calamintha sylvatica | 2 2 | 5 | Buddleja davidii (Buddleja.) Geranium sanguineum (Gerania.) Myosotis scorpioides (Boragina.) Dentaria heptaphylla (Crucifer.) | 3 2 2 1 |
| P. bryoniae | 3 | | | | | | | | Geranium robertianum (Gerania.) Geranium sylvaticum (Gerania.) Ligustrum vulgare (Olea.) Buddleja davidii (Buddleja.) Geranium robertianum (Gerania.) | 18 6 2 2 3 |
| P. napi | 105 | Cirsium arvense Prenanthes purpurea Picris hieracioides Eupatorium cannabinum Cirsium arvense | 9 5 2 2 2 | | | Organum vulgare Betonica officinalis Salvia pratensis Mentha arvensis Organum vulgare Stachys sylvatica | 24 6 4 4 3 2 | 8 | | |
| P. rapae | 74 | | | Scabiosa columbaria Succisa pratensis | 4 2 | | Medicago sativa Trifolium pratense | 38 5 | | |
| A. levana | 3 | | | | | | | | Crataegus sp. (Rosa.) Aegopodium podagraria (Umbellif.) Heracleum sphondylium (Umbellif.) Rubus sp. (Rosa.) Buddleja davidii (Buddleja.) Peucedanum cervaria (Umbellif.) | 2 1 12 8 5 4 |
| A. paphia | 149 | Cirsium arvense Eupatorium cannabinum Centaurea scabiosa | 19 14 5 | Knautia dipsacifolia Scabiosa columbaria | 12 4 | Organum vulgare Betonica officinalis | 28 7 | | | |
| A. urticae | 210 | Leontodon hispidus Adenostyles allariae Carduus personata Carduus defloratus Cardina acutis Centaurea scabiosa Cirsium arvense Centaurea jacea | 3 12 12 11 9 8 6 2 | Scabiosa columbaria Knautia dipsacifolia | 36 18 | Organum vulgare Thymus serpyllum | 25 6 | 8 | | |
| B. aquilonaris | 21 | | | Knautia dipsacifolia Scabiosa columbaria Succisa pratensis | 3 3 3 | | | | Potentilla palustris (Rosa.) | 5 |
| B. ino | 106 | Centaurea jacea Carduus defloratus | 7 3 | Scabiosa columbaria Knautia dipsacifolia Knautia arvensis Succisa pratensis | 32 24 3 3 | Organum vulgare | 6 | 3 | Potentilla palustris (Rosa.) Sedum album (Crassula.) | 6 4 |

| | | | | | | | | | | | |
|----------------|----|---|--|--|--------------|---|-------------|--|-------------|---|------------------------|
| C. cardui | 53 | Centaurea scabiosa Cirsium arvense Carlinia acutis | 7 2 2 | Knaulia arvensis Carduus defloratus | 9 6 | Ajuga reptans | 2 | Trifolium pratense Anthyllis vulneraria Vicia cracca | 6 3 2 | Ranunculus repens (Ranuncula.) Ligustrum vulgare (Olea.) | 2 2 |
| C. euphrosyne | 10 | | | | | Ajuga reptans Thymus serpyllum Ajuga genevensis | 2 1 1 | Hippocrepis comosa Lotus corniculatus Vicia cracca | 2 1 2 | Saponaria ocyroides (Caryophyl.) Valeriana officinalis (Valeriana.) Arabis alpina (Crucifer.) Potentilla palustris 13 | 1 1 1 1 |
| C. selene | 43 | Centaurea jacea | 4 | Knaulia dipsacifolia Scabiosa columbaria Succisa pratensis | 13 5 3 | | | | | | |
| E. aurinia | 2 | | | Scabiosa columbaria | 1 | | | | | Viola tricolor (Viola.) | 1 |
| F. adippe | 9 | Carduus defloratus Centaurea jacea Centaurea scabiosa Cirsium arvense Cirsium eriophorum Onopordum acanthium | 2 2 1 1 1 1 | Knaulia dipsacifolia | 1 | | | | | | |
| F. niobe 2 | | | | | | | | | | | |
| I. io 234 | | Carduus defloratus Cirsium arvense Eupatorium cannabinum Centaurea jacea Onopordum acanthium Centaurea scabiosa Carduus personata Adenostyles alliariae | 37 27 18 10 8 7 6 6 | Scabiosa columbaria Knaulia dipsacifolia | 33 24 | Origanum vulgare | 18 | | | Centranthus angustifolius (Valeria.) | 6 |
| I. lathonia 20 | | | | | | | | | | | |
| L. camilla 7 | | Cirsium oleraceum | 1 | Scabiosa columbaria Succisa pratensis | 4 3 | Origanum vulgare | 2 | Medicago sativa Trifolium pratense | 3 2 | Angelica sylvestris (Umbellifer.) Rubus esp. (Rosa.) | 3 1 |
| M. aglaja 51 | | Carduus defloratus Centaurea jacea Centaurea scabiosa Carduus personata Cirsium acule Cirsium rivulare Cirsium arvense Senecio jacobaea Cirsium arvense | 8 6 4 3 3 3 2 3 | Knaulia dipsacifolia Scabiosa columbaria Succisa pratensis | 3 2 2 | Mentha longifolia Origanum vulgare | 1 1 | Trifolium medium Trifolium pratense | 6 4 | | |
| M. athalia 77 | | Senecio jacobaea Cirsium arvense Leucanthemum vulgare Centaurea scabiosa Eupatorium cannabinum Erigeron a. strigosus Inda salicina | 5 3 3 2 2 2 2 | Knaulia arvensis | 6 | Thymus serpyllum | 13 | | | Ligustrum vulgare (Olea.) Sedum album (Crassula.) Sedum rupestre (Crassula.) Sambucus ebulus (Caprifolia.) Valeriana officinalis (Valeriana.) | 10 7 6 5 4 |

| | | | | | | | | | | |
|-----------------|-----|-----------------------|----|----------------------|----|---|--------|--------------------|------------------------------------|----|
| M. diamina | 12 | | | | | Scabiosa columbaria Knaulia dipsacifolia | 6 2 | | Polygonum bistorta (Polygon.) | 2 |
| M. parthenoides | 59 | Leucanthemum vulgare | 11 | Scabiosa columbaria | 3 | Thymus serpyllum | 18 | Trifolium montanum | 4 | |
| P. c-album | 24 | Leontodon hispidus | 2 | Succisa pratensis | 4 | Organum vulgare | 2 | | | |
| V. atalanta | 30 | Cirsium arvense | 4 | Succisa pratensis | 6 | Organum vulgare | 3 | | | |
| | | Onopordum acanthium | 3 | Scabiosa columbaria | 2 | Betonica officinalis | 2 | | | |
| A. hyperantus | 299 | Cirsium arvense | 69 | Knaulia arvensis | 38 | | | | Valeriana officinalis (Valeriana.) | 29 |
| | | Centaurea scabiosa | 65 | Scabiosa columbaria | 21 | | | | | |
| B. circe | 3 | Senecio jacobaea | 10 | | | Organum vulgare | 1 | | | |
| C. arcania | 18 | Carduus defloratus | 1 | | | Thymus serpyllum | 3 | | Ligustrum vulgare (Olea.) | 6 |
| | | Centaurea scabiosa | 1 | | | | | | Rubus esp. (Rosa.) | 2 |
| C. glycerion | 16 | Cirsium arvense | 3 | Scabiosa columbaria | 2 | Thymus serpyllum | 4 | | | |
| | | Centaurea jacea | 3 | | | | | | | |
| | | Centaurea scabiosa | 2 | | | Thymus serpyllum | 13 | | Sedum album (Crassula.) | 2 |
| C. pamphilus | 30 | Carduus defloratus | 2 | | | Organum vulgare | 12 | | | |
| E. aethiops | 42 | Centaurea jacea | 3 | Scabiosa columbaria | 23 | Organum vulgare | 9 | | | |
| | | Centaurea scabiosa | 2 | Knaulia arvensis | 2 | | | | | |
| E. euryale | 110 | Carduus defloratus | 25 | Scabiosa columbaria | 25 | Organum vulgare | 2 | | Laserpitium latifolium (Umbellif.) | 4 |
| | | Centaurea jacea | 7 | Knaulia dipsacifolia | 19 | | | | Valeriana officinalis (Valeriana.) | 3 |
| | | Leontodon hispidus | 5 | Succisa pratensis | 6 | | | | | |
| | | Adenostyles alliariae | 3 | | | | | | | |
| E. ligea | 100 | Carduus defloratus | 16 | Knaulia dipsacifolia | 23 | Organum vulgare | 4 | | Valeriana officinalis (Valeriana.) | 6 |
| | | Centaurea jacea | 6 | Scabiosa columbaria | 12 | | | | | |
| | | Leontodon hispidus | 4 | Knaulia arvensis | 6 | | | | | |
| | | Carduus personata | 3 | | | | | | | |
| | | Cirsium arvense | 3 | | | | | | | |
| E. medusa | 40 | Eupatorium cannabinum | 3 | | | Thymus serpyllum | 9 | | Ranunculus acris (Ranuncula.) | 6 |
| | | Leontodon hispidus | 9 | | | | | | Ranunculus repens (Ranuncula.) | 6 |
| | | | | | | | | | Polygonum bistorta (Polygon.) | 5 |
| E. meolans | 9 | Adenostyles alliariae | 1 | Knaulia dipsacifolia | 1 | Thymus serpyllum | 5 | | Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) | 2 |
| | | | | | | Organum vulgare | 1 | | Dianthus sylvestris (Caryophylla.) | 1 |

| | | | | | | | | | |
|------------------|-----|---|----------------|---|---------------|---|--------|--|---|
| L. macro | 27 | Carduus defloratus Leontodon hispidus | 6 2 | Knautia arvensis Scabiosa columbaria Knautia dipsacifolia | 2 2 2 | Betonica officinalis Organum vulgare | 2 2 | | |
| L. megera | 18 | Centaurea jacea Leontodon hispidus | 3 2 | Knautia arvensis Scabiosa columbaria Knautia dipsacifolia | 4 3 2 | Organum vulgare | 2 | | |
| L. petropolitana | 2 | Taraxacum officinale | 1 | | | | | Trifolium pratense | 6 |
| M. galathea | 148 | Centaurea scabiosa Cirsium arvense Centaurea jacea | 35 30 22 | Knautia arvensis Scabiosa columbaria | 24 6 | | | | Valeriana montana (Valeriana.) |
| M. jurtina | 290 | Cirsium arvense Centaurea scabiosa Centaurea jacea | 71 30 29 | Knautia arvensis Scabiosa columbaria | 38 12 1 | Organum vulgare | 25 | | 10 |
| P. aegria | 2 | | | | | | | | Valeriana officinalis (Valeriana.) |
| A. agestis | 3 | Cirsium arvense | 1 | | | | | Lotus corniculatus | 1 |
| C. argolus | 10 | Senecio jacobaea Eupatorium cannabinum | 1 1 | | | | | Coronilla varia Mellilotus alba Vicia cracca | 2 1 1 |
| C. minimus | 6 | | | | | | | Anthyllis vulneraria Hippocrepis comosa Lotus corniculatus Onobrychis viciifolia | 2 1 1 1 |
| C. rubi | 5 | | | | | Thymus serpyllum | 2 | Hippocrepis comosa Anthyllis vulneraria | 3 |
| C. semiargus | 13 | | | | | Thymus serpyllum | 1 | Lotus corniculatus Lathyrus pratensis Trifolium pratense Trifolium repens Vicia cracca | 8 1 1 1 1 |
| H. lucina | 9 | Leucanthemum vulgare Bellis perennis | 3 1 | | | | | Hippocrepis comosa | 1 |
| L. bellargus | 13 | Aster amellus Inula conyza | 1 1 | Succisa pratensis | 1 | Organum vulgare Thymus serpyllum | 2 1 | | Ranunculus acris (Ranuncula.) Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) Anthriscus sylvestris (Umbellifer.) Laserpitium siler (Umbellifer.) |
| L. coridon | 46 | Centaurea scabiosa Leontodon hispidus Aster amellus | 7 2 2 | Scabiosa columbaria | 7 | Organum vulgare | 7 | Lotus corniculatus Trifolium repens Lotus corniculatus Medicago sativa | 4 1 8 2 |
| L. helle | 5 | | | | | | | | Ranunculus aconitifolius (Ranun.) Polygonum bistorta (Polygon.) Cardamine pratensis (Crucifer.) Cerastium arvense (Caryophylla.) |

| | | | | | | | | | | | |
|---------------|----|-----------------------|---|---------------------|---|---------------------|---|-----------------------|----|-----------------------------------|----|
| L. hippothoe | 48 | Leucanthemum vulgare | 3 | Scabiosa columbaria | 8 | Thymus serpyllum | 9 | Vicia cracca | 10 | Ranunculus acris (Ranuncula.) | 2 |
| L. phlaeas | 13 | Senecio jacobaea | 1 | Knautia arvensis | 3 | Origanum vulgare | 2 | Lotus corniculatus | 3 | Potentilla palustris (Rosa.) | 1 |
| | | Eupatorium cannabinum | 1 | Succisa pratensis | 1 | Clinopodium vulgare | 1 | Medicago sativa | 3 | Ranunculus acris (Ranuncula.) | 1 |
| L. tityrus | 41 | Cirsium arvense | 1 | | | Thymus serpyllum | 1 | | | Sedum album (Crassula) | 1 |
| | | Senecio jacobaea | 8 | Scabiosa columbaria | 2 | Origanum vulgare | 6 | | | Ranunculus bulbosus (Ranuncula.) | 5 |
| L. virgaureae | 18 | Leucanthemum vulgare | 4 | | | Mentha longifolia | 3 | | | Daucus carota (Umbellifer.) | 3 |
| M. arion | 1 | Achillea millefolium | 2 | | | Mentha arvensis | 2 | | | Ranunculus acris (Ranuncula.) | 2 |
| M. nausithous | 39 | | | | | Origanum vulgare | 3 | | | Sedum album (Crassula) | 12 |
| P. dorylas | 20 | | | | | Thymus serpyllum | 1 | | | | |
| P. icarus | 62 | | | | | | | | | Sanguisorba officinalis (Rosa.) | 38 |
| | | | | | | Thymus serpyllum | 4 | Lotus corniculatus | 12 | Sedum album (Crassula) | 3 |
| | | | | | | Origanum vulgare | 9 | Lotus corniculatus | 14 | | |
| | | | | | | Mentha arvensis | 3 | Medicago sativa | 13 | | |
| | | | | | | | | Onobrychis viciifolia | 4 | | |
| | | | | | | | | Medicago lupulina | 2 | | |
| | | | | | | | | Lotus corniculatus | 1 | | |
| P. thersites | 2 | | | | | | | | | Sedum album (Crassula) | 1 |
| S. acaciae | 5 | Achillea millefolium | 4 | | | Thymus serpyllum | 1 | | | Sedum album (Crassula) | 2 |
| S. ilicis | 3 | | | | | Origanum vulgare | 4 | | | Sedum album (Crassula) | 6 |
| S. spini | 10 | | | | | Origanum vulgare | 1 | | | Bupleurum falcatum (Umbellifer.) | 2 |
| S. w-album | 5 | Cirsium arvense | 1 | | | | | | | Angelica sylvestris (Umbellifer.) | 1 |

le tableau 2, à ce niveau taxonomique, les résultats que nous avons obtenus sont cohérents puisque la présence de nectaires est une caractéristique commune à l'ensemble de ces familles.

En ce qui concerne les espèces le problème est plus complexe. D'après BONNIER (1914), 63 des 146 plantes concernées par cette étude fournissent un nectar abondant, 8 sont peu ou pas mellifères (*Bellis perennis*, *Coronilla varia*, *Epilobium montanum*, *Hippocrepis comosa*, *Lathyrus vernus*, *Potentilla aurea*, *P. erecta*, *Prunus mahaleb*) et 5 sont nectarifères mais peu ou pas visitées (par les abeilles) (*Arabis alpina*, *Cornus sanguinea*, *Galeopsis tetrahit*, *Stachys sylvatica*, *Viburnum opulus*). Sur les 70 espèces restantes 60 sont dites entomophiles (et sont donc susceptibles de porter des nectaires) ou nectarifères (OBERDORFER, 1990 ; GRIME, *et al.*, 1986) et une, *Buddleia davidii*, est une plante nectarifère de substitution réputée pour les papillons diurnes. En définitive, nous n'avons trouvé aucune information particulière pour les 9 espèces suivantes : *Arabis glabra*, *Dentaria heptaphylla*, *Erigeron annuus strigosus*, *Laserpitium siler*, *Prenanthes purpurea*, *Ranunculus aconitifolius*, *Rapistrum perenne*, *Veronica spicata*, *Veronica teucrium*. Sur ces 9 espèces, 6 sont probablement nectarifères puisque les observations faites concernent à chaque fois une seule espèce de papillon et ont été répétitives [*Prenanthes purpurea* (5, *Pieris napi*), *Veronica spicata* (4, *Lysandra bellargus*), *Ranunculus aconitifolius* (3, *Lycaena helle*)] et qu'*A. glabra* (*Turitis* g.), *E. annuus* et *V. teucrium* sont aussi exploitées en Baden-Württemberg (EBERT & RENNWALD, 1991).

Spectre de plantes exploitées

Compte tenu du spectre de plantes nectarifères exploitées par les diverses espèces de papillons observées, certaines constatations peuvent être faites :

- une vingtaine de plantes sont régulièrement exploitées par les papillons diurnes du Jura neuchâtelois, comme le prouvent le nombre d'espèces qui les visitent (75 sur 81) ou celui des contacts constatés (> 70%) : *Origanum vulgare* (39 espèces/252 contacts), *Scabiosa columbaria* (36/299), *Cirsium arvense* (33/308), *Thymus groupe serpyllum* (29/113), *Centaurea jacea* (27/142), *Knautia dipsacifolia* (27/195), *Centaurea scabiosa* (27/206), *Knautia arvensis* (25/172), *Carduus defloratus* (23/138), *Leontodon hispidus* (22/72), *Salvia pratensis* (20/48), *Sedum album* (19/53), *Trifolium pratense* (19/62), *Lotus corniculatus* (18/67), *Medicago sativa* (16/92), *Onopordum acanthium* (16/30), *Valeriana officinalis* (15/58), *Leucanthemum vulgare* (14/34), *Ligustrum vulgare* (14/39), *Senecio jacobaea* (14/41)

- la majorité des papillons diurnes adultes n'exploitent pas les plantes-hôtes de leurs chenilles. Cette constatation peut être corrélée au fait que ces plantes ne sont pas nectarifères (Graminées pour les Satyrinae et certains Hesperiiidae ; *Rumex* sp. pour certains Lycaenidae et *Plantago* sp. pour certains Nymphalinae par exemple) ou à un décalage phénologique entre leur période de floraison et la période d'apparition des papillons adultes (un exemple probant d'un tel décalage concerne *Eurodryas aurinia* dont les adultes apparaissent au début du mois de juin et dont la plante-hôte des chenilles, *Succisa pratensis*, fleurit au plus tôt à la mi-juillet). Ces deux paramètres ne suffisent toutefois pas pour expliquer le désintérêt des adultes de certaines espèces de papillons pour les plantes-hôtes de leurs chenilles. En effet, si *Satyrrium spini*, *S. ilicis* et *Lycaena virgaurea*, à l'instar de 16 autres espèces de papillons, ont été régulièrement observées sur *Sedum album* (ce qui prouve que l'Orpin blanc représente une source de nourriture potentielle non négligeable pour les papillons adultes), nous n'avons jamais constaté de relation trophique entre cette plante et les adultes de *Parnassius apollo*, dont elle est l'unique plante-hôte, et ceci indépendamment de tout problème phénologique.
- à l'inverse, certains papillons exploitent régulièrement, voire même systématiquement, les plantes-hôtes de leurs chenilles comme source de nectar. L'exemple le plus probant est fourni, dans les conditions de notre étude, par *M. nausithous* : sur les 39 contacts constatés, 38 concernaient *S. officinalis*, l'unique plante-hôte de sa chenille. Ce fait est important, car il lui permet de trouver des ressources énergétiques dans des milieux très pauvres en plantes nectarifères comme nous l'avons constaté dans une quinzaine de stations du Jura neuchâtelois (rives de canaux de drainage en paysage agricole intensif, voir GONSETH, 1992)

Les plantes nectarifères, un facteur limitant pour les papillons diurnes ?

Il est difficile de trouver des arguments appuyant une réponse positive à cette question pour les Lépidoptères diurnes en se fondant uniquement sur l'étude comparative de leur distribution régionale et de leur spectre de plantes nectarifères. En effet, les chenilles de nombreuses espèces se développent sur des plantes sensibles dont la disparition précède ou accompagne souvent celle des principales plantes nectarifères à leur disposition. En outre, de tels arguments ne peuvent être recherchés que pour des espèces de papillons sédentaires, les espèces vagiles étant susceptibles de trouver leur source de nourriture très loin de leur milieu d'origine. Certains éléments, concernant *Brenthis ino*, tendent toutefois à étayer cette hypothèse.

Les chenilles du «Nacré de la Sanguisorbe» (*B. ino*) exploitent régulièrement *Filipendula ulmaria*, plante relativement commune dans la région considérée (mégaphorbiées, prairies et pâturages humides, dépressions fermées, rives de ruisseaux, de canaux et de rivières). Les plantes nectarifères sur lesquelles le papillon a le plus souvent été observé sont *Knautia dipsaciifolia* et *Scabiosa columbaria*. Parmi les 35 stations découvertes où *Brenthis ino* et *Filipendula ulmaria* coexistaient 29 (83%) présentaient des peuplements de *K. dipsaciifolia* ou de *S. columbaria* et 31 (89%) présentaient des peuplements d'une de ces 2 plantes associées à *C. jacea*. A l'inverse, sur 26 stations à *F. ulmaria* potentiellement favorables où *B. ino* n'a pas été observé, ces valeurs tombent respectivement à 6 (23%) et 8 stations (31%) ; en outre, 1 seul *B. ino* a été observé sur 21 km de rives de canaux densément pourvues en *F. ulmaria* mais pratiquement dépourvues de plantes nectarifères (paysage agricole intensif).

Conclusions

Nous soulignerons ici certains points qui nous paraissent importants dans une optique générale de protection des espèces de papillons :

- si le nombre important de papillons adultes que nous avons observés en train de se nourrir souligne que la recherche et la prise de nectar absorbent une part non négligeable de leur temps d'activité, il est impossible d'affirmer sur ces quelques résultats que le maintien des espèces jurassiennes dans leurs milieux d'origine est tributaire de la présence de plantes nectarifères. Pour *B. ino*, certains éléments soulignent toutefois que ce facteur pourrait revêtir une certaine importance.
- il n'existe aucune corrélation marquée entre l'amplitude du spectre de plantes exploitées par les papillons diurnes et le statut jurassien de ces derniers. Certaines espèces banales exploitent, selon nos résultats, un nombre relativement limité de plantes nectarifères (*Coenonympha pamphilus* par ex.) alors que certaines espèces rares ou menacées dans la région (*Mellicta athalia*, *Boloria aquilonaris*) sont au contraire relativement éclectiques
- la plupart des plantes exploitées régulièrement par les papillons diurnes, bien qu'encore assez répandues dans la région (plantes de milieux maigres à mésotrophes), sont exclues, à de rares exception près (*Medicago sativa*, *Trifolium pratense*, *Cirsium arvense* par ex.), des milieux agricoles intensifs. En outre certaines de ces plantes sont activement éliminées (herbicides ou arrachage périodique) des pâturages ou prairies où elles végètent encore (*Onopordum acanthium*, *Cirsium* sp.)

Remerciements

Nous remercions sincèrement le professeur W. MATTHEY et le Dr. W. GEIGER pour le soutien qu'ils nous ont apporté durant toute la durée de notre travail.

Bibliographie

- BONNIER, G., 1914. Flore complète illustrée en couleur de France Suisse et Belgique. I-XII. Neuchâtel, Paris, Bruxelles.
- CANO, J.M., 1984. Biología Comparada de *Lampides boeticus* (L.), *Syntarucus pirithous* (L.) y *Polyommatus icarus* (ROTT.) (Lep. Lycaenidae). *Graellsia* 40 : 163-193.
- CHEW, F.S., & ROBBINS, R.K., 1984. Egg-Laying in Butterflies. In R.I. VANE-WRIGHT & P.R. ACKERY (Eds) : The Biology of Butterflies, pp. 65-80.
- COURTNEY, S.P., 1986. The Ecology of Pierid Butterflies : Dynamics and Interactions. *Advances in Ecological Research* : 51-131.
- DEYSSON, G., 1978. Organisation et classification des plantes vasculaires. Première partie, organisation générale. Cours de Botanique générale, quatrième série, 381 pp.
- DEYSSON, G., 1979. Organisation et classification des plantes vasculaires. Systématique. Cours de Botanique générale, quatrième série, 537 pp.
- EBERT, G. & RENNWALD, E., 1991. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 1 et 2
- FAHN, A., 1974. Plant Anatomy. 2^e ed. Oxford, 611 pp.
- GILBERT, L.E., 1984. The Biology of Butterfly Communities. In R.I. VANE-WRIGHT & P.R. ACKERY (Eds) : The Biology of Butterflies, pp. 41-54.
- GONSETH, Y., 1991. La faune des Rhopalocères du Jura neuchâtelois (Lepidoptera), un reflet partiel de la faune lépidoptérologique jurassienne. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles* 114.
- GONSETH, Y., (à paraître). Les Lépidoptères diurnes (Rhopalocera) des milieux humides du canton de Neuchâtel I : les milieux à *Maculinea nausithous* (BERGSTR.), Lep. Lycaenidae.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R., 1986. Comparative plant ecology. London 742 pp.
- JAEGER, P., 1976. Les rapports mutuels entre fleurs et insectes. *Traité de Zoologie*, Tome VIII, Fasc. IV : 677-798, 927-933.
- KRATOCHWIL, A., 1983. Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines versaumten Halbtrockenrasen im Kaiserstuhl. *Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* 34 : 57-108.
- LSPN, 1987. Les Papillons de jour et leurs biotopes. Ligue suisse pour la protection de la nature (LSPN), Bâle, 512 pp.
- OBERDORFER, E., 1990. Pflanzensoziologische Exursionsflora. Stuttgart.
- PIVNICK, K. A. & MC NEIL, N., 1985. Effects of nectar concentration on butterfly feeding : measured feeding rates for *Thymelicus lineola* (Lepi-

- doptera, Hesperiiidae) and a general feeding model for adult Lepidoptera. *Oecologia* 66 : 226-237.
- STEBBINS, G.L., 1974. Flowering Plant. Evolution above the species level. 4. Adaptation for Cross-Pollination : 50-67.
- THOMAS, J.A., 1974. The Black Hairstreak. Institute of Terrestrial Ecology. Conservation Report, 42 pp.
- WEIDEMANN, H.J., 1982. Bemerkungen zu Lebensraum und Lebensweise des „Donauschillerfalter“ *Apatura metis* und seiner Präimaginalstadien (Lep. Nymphalidae), 2. *Entomologische Zeitschrift* 19 : 265-274.
- WEIDEMANN, H.J., 1988. Tagfalter. Bd. 2, Naturführer, Melsungen 372 pp.
- WATT, W.B., HOCH, P.C. & MILLS, S.G., 1974. Nectar resource use by *Colias* butterflies. Chemical and visual aspects. *Oecologia* 14 : 353-374.